

4. Жученко А. А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция). – Пушино: ОНТИ РАН, 1994ю – 148 с.
5. Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) в пределах ареала // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 233-245.
6. Мигранов М. Г., Поскряков А. В., Амирханов Д. В. Эффективность пиретроидов в борьбе с колорадским жуком в условиях Предуралья Башкирии // Насекомые в биогеоценозах Урала: Информ. материалы / ИЭРиЖ УрО АН СССР; Всесоюз. энтомолог. об-во. Урал. отд-ние. – Свердловск. - 1989. - С.41 - 42.
7. Фасулати С. Р., Вилкова Н. А. Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале. // Генетическая инженерия и экология. М.: Центр «Биоинженерия» РАН, 2000. - т. 1. - С. 19-25.
8. Hawthorne D. J. AFLP-Based genetic linkage map of the colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say : sex chromosomes and a pyrethroid-resistance candidate gene // Genetics. – 2001. – Vol.158. – P. 695-700.
9. Tower L. W. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. – Publ. Carnegie Inst. – Wash. – 1918. – 384 p.

Стаття поступила до редакції 02.02.2008 р.; прийнята до друку 29.02.2008 р.

УДК 575.174.015.3

ІЗОЛЯЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ ТА ЇЇ ВПЛИВ НА МІКРОЕВОЛЮЦІЙНІ ПРОЦЕСИ В ПОПУЛЯЦІЯХ *TRICHIUS FASCIATUS* L. (*SCARABEIDAE*, *COLEOPTERA*, *INSECTA*)

Слободян О. М.

Кафедра біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника
e-mail: bratlibo@yahoo.co.uk

*Досліджено вплив ізоляції популяцій на мікроеволюційні процеси в популяціях *Trichius fasciatus* L. (Scarabeidae, Coleoptera, Insecta). Досліджено і співставлено міжпопуляційні відстані по кільком різним поліморфним феногенетичним системам та географічну віддаленість популяцій.*

Ключові слова: популяція, *Trichius*, поліморфізм.

Slobodian O. M. The isolation and his influence on microevolution process in population *Trichius fasciatus* L. (Scarabeidae, Coleoptera, Insecta). The influence of isolation on microevolution process in population *Trichius fasciatus* L. (Scarabeidae, Coleoptera, Insecta) was research. The analysis of between population distance by several different polymorph sings was carry out in context of geographic isolation.

Key words: population, *Trichius*, polymorphism.

Вступ

Можливості характеристики генофонду виду і внутрішньопопуляційних груп ще дуже обмежені [27, 29]. Навіть якщо взяти види тварин, генетично вивчених з межевою на сьогоднішній день повнотою, судити про генофонд виявляється можливим лише по окремим генетичним системам, при умовах, що фенотипічні відмінності, що викликані аель ними заміщеннями, достатньо великі і дозволяють чітко розділити досліджувану сукупність особин на генетичні класи [6]. Звідси слідує, що не дивлячись на складність і різноманітність співвідношень понять ген і фен (і точок зору на це питання), вивчення генофонду не може бути відірване від вивчення фенофонду [28]. Більш того, вивчення фенофонду, виявлення фенетичних систем і фенетичних класів лишається єдиним шляхом для вивчення структури генофонду видів диких тварин, до більшості яких застосування класичного гібридологічного аналізу ускладнене або неможливе [5]. Є підстави вважати, що процеси, що відбуваються в гено- і фенофонді виду і внутрішньопопуляційних груп схожі якщо не адекватні. Стабільна частина фенофонду, в якій одні фени можуть розглядатися як маркери видових або навіть над видових сукупностей, інші маркують групи, окремі популяції або внутрішньопопуляційні підрозділи, не являють інтересу для вивчення динаміки фенофонду. У лабільній частині генофонду «реакція» фенів на зміни повноти його реалізації неоднакова [28]. Одні фени по мірі зростання ступеня реалізації генофонду ознаки стають більш чисельними і повертаються на вихідні класи частот по мірі зниження; частота інших на тому ж фоні знижується і знову зростає. У змінах частот третіх вловити чіткого напрямку не вдається. Фени, частота зустрічності яких закономірно змінюється при змінах ступеню реалізації фенофонду, можуть розглядатися як маркери стану популяції, і виявлення їх слід вважати одним з насутих завдань фенетики. Внутрішньопопуляційні зміни структури генофонду в залежності від ступеня його реалізації виражаються в

перебудові частотних груп фенів [26]. Для в'яснення закономірностей просторових змін ступеня реалізації і структури генофонду бажано використати різноманітний в систематичному, географічному і фенетичному відношенні матеріал [5]. Але придатними для порівняльного аналізу виявились дані не багатьох публікацій в цій галузі.

Для дослідження мікроеволюційних процесів ті ізоляції як фактора мікроеволюції нами були взяті в якості модельних об'єктів монтанні карпатські популяції *Trichius fasciatus* L. (*Scarabeidae*, *Coleoptera*, *Insecta*). Інтерес до виду *Trichius fasciatus* L. як до об'єкту популяційних досліджень з'явився в 60-80-тих роках ХХ століття. Поліморфізм виду *Trichius fasciatus* L. досліджували Новоженів Ю.І. [9 – 25], Молодцов С. М. [7, 8], Береговой В. Е. [2] на прикладі уральських популяцій. Зазначені автори розглядають цей вид в якості ідеальної, однієї з найбільш зручних моделей для дослідження фенетики популяцій, статевого диморфізму в популяціях, феногенетичної структури та динаміки популяцій. Жуки цього виду мають надзвичайно мінливий малюнок елітр. Відомі варіації малюнку описуються авторами як аберації, тобто як дискретна внутрішньо популяційна мінливість спадкового характеру. Частоти певних типів малюнку в різних досліджених популяціях відрізняються, але протягом багатьох років лишаються постійними, що дозволяє говорити про збалансований поліморфізм в популяціях цього виду. У верхньо-нейвінській популяції дослідниками було виявлено низку аберацій малюнку на елітрах *Trichius fasciatus* L. Багато з них мали низьку відносну частоту зустрічі в популяції – менше 1 %. Лише 4 аберації були поширені в дослідженій популяції: 877, I, 869, 872. Серед самців найбільш типовою морфою була аберація 877 і коливалась з амплітудою не більше 10 % по відносній частоті зустрічі у період дослідження. Ця ж аберація переважала серед самок і складала більше 50 % відносної частоти зустрічі. Виявлено статистично вірогідну кореляцію поширення певних фенотипів у певної статі. Крім того, було виявлено, що деякі аберації, зокрема аберація V зустрічається виключно у самок. Автори прийшли до висновку, забарвлення елітр пов'язане з дублетом Х-хромосоми (з врахуванням того факту, що у цього виду стать визначається статевими хромосомами по системі XX/X0). Автори прийшли до висновку, що збалансований поліморфізм підтримується не тільки в цілому на популяційному рівні, але зберігається окремо серед самок і серед самців. Крім абераційної мінливості у верхньо-нейвінській популяції встановлена і досліджена мінливість по загальному фону поля елітр, що варіює від світло-жовтого до темно-рудого. Автори виділили чотири фена по загальному фону елітр: темний, середній, світлий і бігональний (асиметричний прояв інтенсивності забарвлення на лівій і правій елітрах). Результати досліджень поширення цих фенів серед осіб різних статей не виявили статистично вірогідних відмінностей по частотах зустрічей цих фенів у особин різних статей. Автори також дослідили мінливість по забарвленню волосків на передньоспинці, що варіював від білого до темно-рудого. Аналіз виявив статистично вірогідну різницю між самцями і самками у дослідженій популяції по кольору волосків на передньоспинці. Серед самок не було особин з білими волосками, фен сірих волосків виявився рідкісним, рудий колір волосків явно переважав по частоті зустрічі порівняно з самцями. Дослідження динаміки частот зустрічі фенів забарвлення фону елітр та забарвлення волосків на передньоспинці показали статистично вірогідну динаміку, тобто обидва види мінливості не мають відношення до збалансованого поліморфізму. Ці факти свідчать зокрема про те, що аберації по наявності та формі чорних плям на елітрах є генетично детерміновані.

Trichius fasciatus L. виявився зручним об'єктом для дослідження проблеми географічної мінливості і популяційної структури виду. З метою вивчення географічної мінливості Новоженовим Ю. І. проводив два розрізи ареалу цього виду. Розріз по довготі від Карпат до Камчатки і Сахаліну і широтний розріз – від лісотундри в районі Туру ханська до Барбінського лісостепу в Західних Саянах. З порівняльного аналізу двох десятків популяцій цього виду Новоженовим Ю. І. прийшов до висновків, що: популяції по периферії ареалу звичайно значно більш поліморфні і суттєво відмінні від центральних популяцій; сусідні популяції звичайно мають більш схожий фенообраз; всі популяції практично складаються з одних і тих же аберацій (морф), що зустрічаються з різною частотою; всі виявлені поліморфні ознаки змінюються в різних напрямках незалежно, інколи проявляючи деяку клінальність. Географічно віддалені популяції мають різний фенообраз, хоча включають одні і ті ж морфи (аберації) [17].

Матеріали і методи

В період 2000 – 2007 рр. досліджувались карпатські популяції *Trichius fasciatus* L. (*Scarabeidae*, *Coleoptera*, *Insecta*). Було досліджено 7 різних карпатських популяцій цього виду. Відлов комах здійснювався з 10 по 21 серпня щороку в період 2000 – 2007 рр. в 7 різних популяціях Українських Карпат. Найбільша вибірка була отримана в 2001 р. Відлов здійснювався на квітучих рослинах з родини *Asteraceae* та на квітах *Filipendula ulmaria* L. Відлов комах здійснювався у наступних локалітетах: А – долина р. Зубрівка, урочище «Ельмія», прирічкові луки оточені мішаним буково-ялицево-ялиновим лісом, 804 м н.р.м.; В – урочище «Нивки», прирічкові луки оточені мішаним буково-ялицево-ялиновим лісом з домішкою сосни кедрової та сосни альпійської, 1200 м н.р.м.; С – долина р. Женець, прирічкові луки оточені мішаним буково-ялицево-ялиновим лісом, 730 м н.р.м.; D – долина р. Жонка, прирічкові луки оточені мішаним буково-ялицево-ялиновим лісом, 710 м н.р.м.; Е – долина р. Піги, прирічкові заболочені луки оточені мішаним буково-ялицево-ялиновим лісом, 750 м н.р.м.; F – околиці с. Гута, прирічкові вологі луки оточені мішаним буково-ялицево-ялиновим лісом, 700 м н.р.м.; G – долина р. Канюшанка, прирічкові луки оточені мішаним буково-ялицево-ялиновим лісом, 1000 м н.р.м. Досліджені популяції розділені гірськими хребтами висотою 1500-1758 м, тому досліджувані вибірки ми вважаємо окремими популяціями – гірські хребти є певним бар'єром для міграції особин – хоча і не

абсолютним – окремі екземпляри жуків фіксувались нами і на вершинах гір.

При обробці зібраного матеріалу класифікація фенів здійснювалась як описано в [4] – використовувалась видозмінена формула Тауера [30, 31]. Кожній плямі на елітрах було дано умовне позначення латинською літерою, видозміни форми плям позначалися цифрою. Якщо плями зливалися між собою – це позначалося дужками – наприклад (ADE). Оскільки не було виявлено випадків флюктуючої асиметрії, формулу Тауера ми зображали спрощено, не у вигляді дробу. Кожна аберация розписувалась у вигляді формули фенів – кожний фен позначався латинською літерою, варіанти фенів – цифрами. Статистичний аналіз здійснювався як описано в [1].

Результати та обговорення

Проведено дослідження фенотипічного поліморфізму Карпатських популяцій виду *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 (*Scarabeidae, Coleoptera*). Досліджувався поліморфізм за формою та величиною чорних плям на елітрах. Досліджено фенотипічну структуру 7 різних популяцій північного мегасхилу Українських Карпат. По ходу досліджень було виявлено 29 типів фенів чорних плям елітр. Фени були умовно розбиті на 4 групи: А, В, С, D. Кожному фену було присвоєно певну нумерацію.

Загалом форма і величина чорних плям на елітрах носила дискретний характер. Але в рамках кожного типу фенів по формі і величині чорних плям на елітрах виявлені незначні варіації. При врахуванні всіх незначних варіацій цих фенів виявлялося, що кожен екземпляр жуків був носієм свого індивідуального забарвлення. Тому для аналізу популяцій фени були розбиті на основні типи.

По ходу досліджень були виявлені і аналізувалися фени по забарвленню волосків передньоспинки імаго *Trichius fasciatus* L. Були виявлені у карпатських популяціях наступні фени по забарвленню волосків передньоспинки:

1. Білі волоски передньоспинки (W).
2. Сірі волоски передньоспинки (G)
3. Жовті волоски передньоспинки (Y).
4. Руді волоски передньоспинки (R).

Кожному фену було дано умовне позначення (див. вище в дужках).

По ходу досліджень були виявлені і аналізувалися фени по забарвленню фону елітр імаго *Trichius fasciatus* L. Були виявлені у карпатських популяціях наступні фени по забарвленню фону елітр:

1. Світло-жовтий фон елітр (LY).
2. Жовтий фон елітр (Y)
3. Коричневий фон елітр (Br).
4. Світло-рудий фон елітр (LR).

Кожному фену було дано умовне позначення (див. вище в дужках).

У результаті досліджень популяцій *Trichius fasciatus* L. північного макросхилу Українських Карпат у 2000 – 2007 рр. всього було виявлено 27 дискретних фенів по розташуванні, формі і розмірам чорних плям на елітрах, які утворювали комбінації 25 дискретних абераций. Кількість можливих комбінацій 27 фенів – величезна і значно перевищує 25 комбінацій які були виявлені. Це наводить на думку про не випадкове комбінування фенів у фенотипі і існування певного генетичного механізму утворення забарвлення на елітрах.

Було проаналізовано географічну віддаленість досліджених популяцій *Trichius fasciatus* L. Відстані між дослідженими популяціями наведені в табл. 1.

Таблиця 1. Географічні відстані між різними дослідженими популяціями *Trichius fasciatus* L. в км.

	A	B	C	D	E	F	G
A	-	6	10	10	20	26	40
B		-	14	12	26	20	35
C			-	8	12	33	49
D				-	18	29	46
E					-	46	60
F						-	17
G							-

Якби мікроеволюційні процеси визначались би виключно фактором ізольованості популяцій, дендрограма міжпопуляційних відстаней виглядала б як на рис. 1.

Було проведено дослідження міжпопуляційних дистанцій між дослідженими популяціями *Trichius fasciatus* L. по різним поліморфним параметрам на основі визначення частоти зустрічі тих чи інших абераций. Дані міжпопуляційних дистанцій по різним системам поліморфізму наведені в табл. 2, 3, 4. Дендрограми між популяційних відстаней наведені на рис. 2, 3, 4.

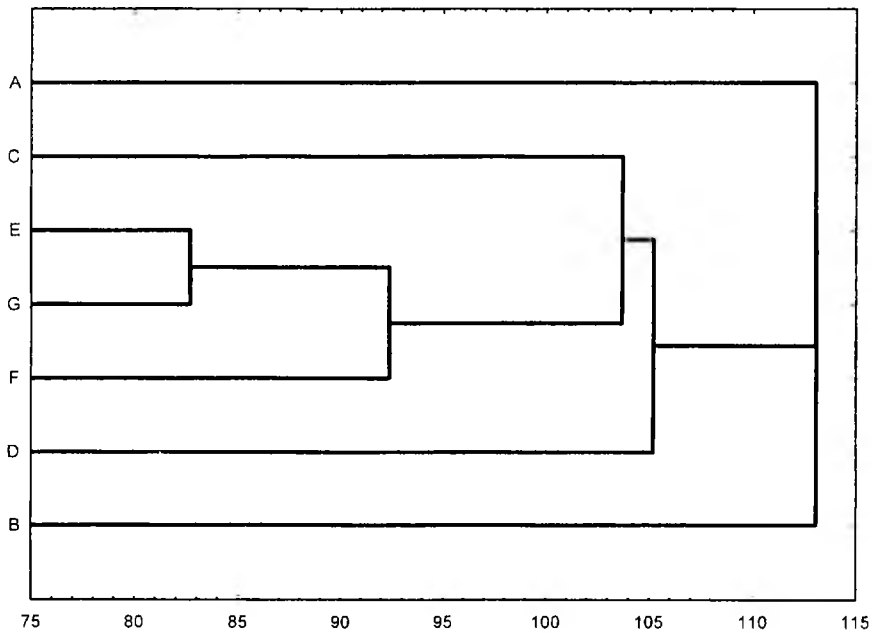


Рисунок 1. Географічні дистанції між дослідженими популяціями *Trichius fasciatus* L.

Таблиця 2. Порівняльний аналіз частоти зустрічі аберацій по величині і формі чорних плям на елітрах в різних популяціях *Trichius fasciatus* L. північного мегасхилу Українських Карпат у 2001 р. Показано значення коефіцієнту фенетичної подібності (I) - вгорі, значення міжпопуляційних фенетичних відстаней (D) – внизу.

Популяції	A	B	C	D	E	F	G
A	-	0,795	0,544	0,984	0,596	0,779	0,773
B	0,229	-	0,513	0,783	0,688	0,914	0,874
C	0,609	0,667	-	0,534	0,668	0,462	0,507
D	0,016	0,245	0,627	-	0,605	0,792	0,735
E	0,518	0,374	0,403	0,503	-	0,561	0,634
F	0,250	0,090	0,772	0,233	0,578	-	0,927
G	0,257	0,135	0,679	0,308	0,456	0,076	-

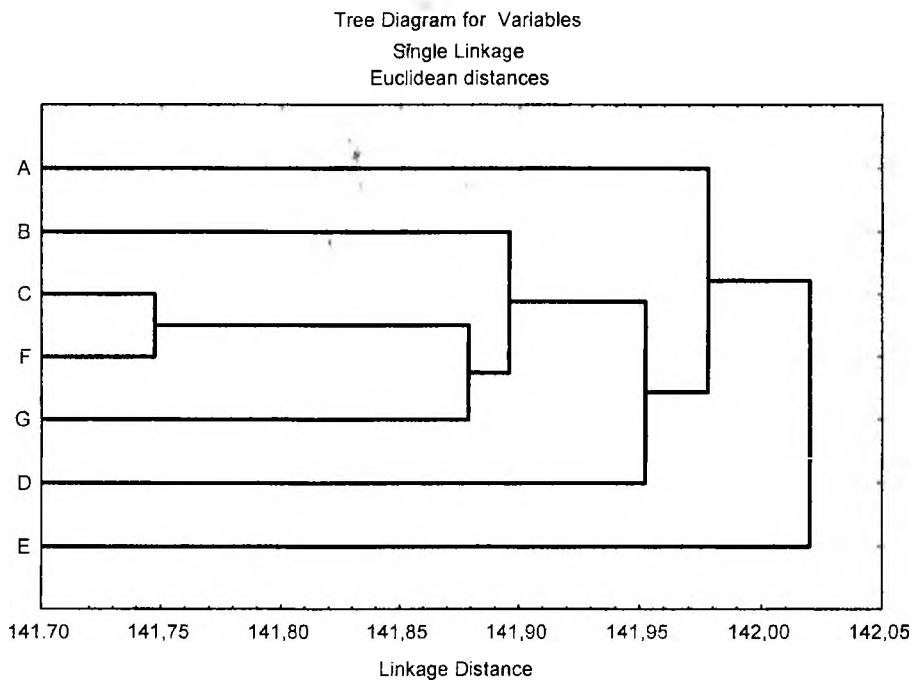


Рис. 2. Дендрограма міжпопуляційних відстаней досліджених популяцій *Trichius fasciatus* L. Карпат на основі аналізу відносних частот зустрічей фенотипічних аберацій по величині і формі чорних плям на елітрах у 2001 році.

Таблиця 3. Порівняльний аналіз частоти зустрічі фенів забарвлення волосків на передньоспинці імаго в різних популяціях *Trichius fasciatus* L. північного мегасхилу Українських Карпат у 2001 р. Показано значення коефіцієнту фенетичної подібності (I) - вгорі, значення міжпопуляційних фенетичних відстаней (D) – внизу.

Популяції	A	B	C	D	E	F	G
A	-	0,9477	0,9144	0,9331	0,7906	0,6547	0,5522
B	0,0537	-	0,8893	0,8451	0,7847	0,8270	0,7671
C	0,0895	0,1173	-	0,8450	0,9541	0,5319	0,4266
D	0,0692	0,1683	0,1684	-	0,6503	0,4402	0,4104
E	0,2350	0,2425	0,0470	0,4303	-	0,4903	0,3419
F	0,4236	0,1900	0,6313	0,8205	0,7127	-	0,9584
G	0,5938	0,2651	0,8519	0,8906	1,0732	0,0425	-

Tree Diagram for Variables
Single Linkage
Euclidean distances

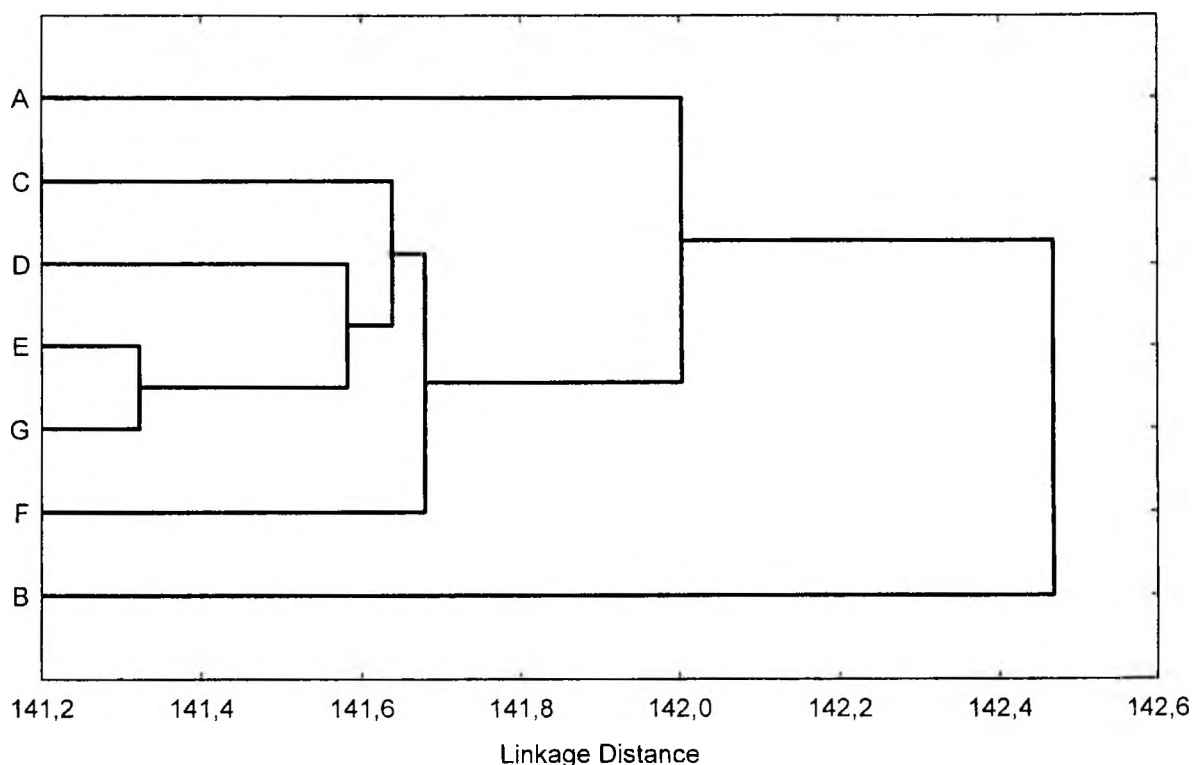


Рис. 3. Дендрограма міжпопуляційних дистанцій досліджених популяцій *Trichius fasciatus* L. по відносній частоті зустрічі фенів забарвлення волосків на передньоспинці імаго.

Таблиця 4. Порівняльний аналіз частоти зустрічі фенів о забарвленню фону елітр в різних популяціях *Trichius fasciatus* L. північного мегасхилу Українських Карпат у 2001 р. Показано значення коефіцієнту фенетичної подібності (I) - вгорі, значення міжпопуляційних фенетичних відстаней (D) – внизу.

Популяції	A	B	C	D	E	F	G
A	-	0,9975	0,7589	0,7543	0,9121	0,8478	0,8293
B	0,0025	-	0,7484	0,7341	0,9212	0,8215	0,7959
C	0,2759	0,2898	-	0,8766	0,9141	0,7588	0,7628
D	0,2820	0,3091	0,1317	-	0,7982	0,9434	0,9296
E	0,0920	0,0821	0,0898	0,2254	-	0,7542	0,7264
F	0,1651	0,1966	0,2760	0,0583	0,2821	-	0,9924
G	0,1872	0,2283	0,2708	0,0730	0,3197	0,0076	-

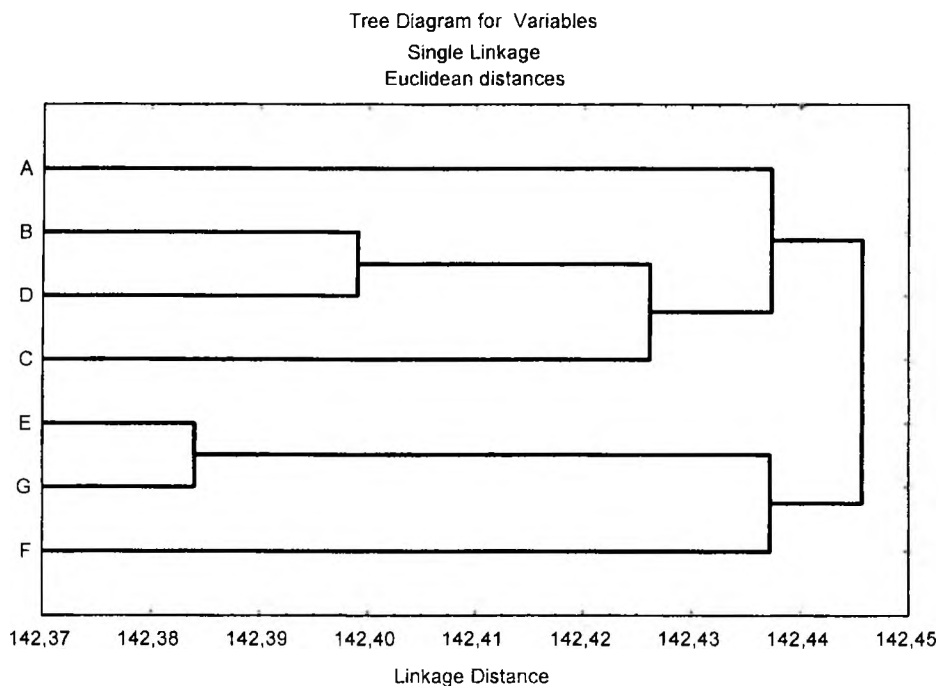


Рис. 4. Дендрограма міжпопуляційних дистанцій досліджених популяцій *Trichius fasciatus* L. по відносній частоті зустрічі фенів фону елітр.

Як бачимо із наведених результатів в жодній системі поліморфізму дослідженого виду між популяційні дистанції не співпадають із географічною віддаленістю популяцій. Крім того у всіх досліджених системах поліморфізму мікроеволюційні процеси не співпадають. Це можна пояснити відсутністю тиску добору на на популяції по цим поліморфним ознакам - навряд чи якась із досліджених ознак має переваги по адаптивності. Імовірно, визначальним фактором мікроеволюційних процесів є дрейф генів.

Висновки

1. По трьом дослідженим системам поліморфізму в популяціях *Trichius fasciatus* L. мікроеволюційні процеси проходять незалежно.
2. Фактор ізольованості популяцій не є визначальним в мікроеволюційних процесах досліджуваного виду – у всіх досліджених системах поліморфізму має місце неспівпадіння географічної віддаленості популяцій і міжпопуляційних дистанцій.
3. Основним фактором мікроеволюційних процесів в досліджених популяціях є дрейф генів.

Література

1. Бендат Дж., Пирсол А. Измерение и анализ случайных процессов. – М.: Мир. – 1971. – 408 с.
2. Береговой В. Е., Новоженев Ю. И. Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы // Экологические адаптации животных. – М.: Наука. – 1976. – с. 124 – 134.
3. Богдановъ-Катьковъ Н. Н. Замѣтка о нѣкоторыхъ формахъ *Trichius fasciatus* L. (Coleoptera, Scarabeidae) // Русск. Энтом. Обозр. – 1913. – т.13, № 3-4. – с. 470 – 471.
4. Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) в пределах ареала // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 233-245.
5. Ларина Н. И., Еремина И. В. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 56 – 69.
6. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – М.: Мир. – 1978. – 351 с.
7. Молодцов С. М. Экология и внутривидовая изменчивость восковика обыкновенного (Scarabaeidae, Coleoptera) на примере Верх-Нейвинской популяции (Средний Урал) // Экология. - 1995. - N 5. - С.390 - 394.
8. Молодцов С. М. Особенности полового диморфизма у восковика обыкновенного *Trichius fasciatus* L. (Coleoptera, Scarabeidae) // Энтомологическое обозрение. – 1998. – т. 77, № 2. – с. 280 – 288.
9. Новоженев Ю. И. Популяционная структура вида и массовые размножения животных // Журнал общей биологии. – 1966. – т.27, в.1. – с. 48 – 57.
10. Новоженев Ю. И. Роль пространственной и временной изоляции в дифференциации природных популяций // Труды Института экол. раст. И животных. – 1969. – в. 71. – с. 37 – 44.
11. Новоженев Ю. И. Популяция – элементарная хорогенетическая единица эволюции, ее изменчивость и границы: Дисс. на соиск. уч. Ст. доктора биол. наук. – Свердловск, 1972. – 405 с.

12. Новоженев Ю. И. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма // Исследование продуктивности вида в ареале. – Вильнюс. – 1975. – с. 87 – 105.
13. Новоженев Ю. И. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма на примере восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.) // Журнал общей биологии. – 1977. – т.38, №5. – с. 709 – 723.
14. Новоженев Ю. И. Феногеография стабильного полиморфизма // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов, 1978. – В. 5(7). – с. 45-49.
15. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и видообразование // Журнал общей биологии. – 1978. – т.40, №1. – с. 17 – 34.
16. Новоженев Ю. И. Размеры природных популяций насекомых // фауна Урала и Европейского Севера. – 1981. – С. 83 – 102.
17. Новоженев Ю. И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – с. 78 – 90.
18. Новоженев Ю. И. Адаптивность мультивариационного полиморфизма // Тез. докл. IV всес. общ-тва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. – Кишинев: Штиинца, 1982. – с. 178-179.
19. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и гомеостазис природных популяций // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях: Информ. материалы / Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. – Свердловск. - 1987. - С.67 - 68.
20. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и адаптивность популяции // Фауна и экология насекомых Урала: Сб.науч.тр. / УрГУ им. А.М.Горького. - Свердловск: Изд-во УрГУ. - 1987. - С.3 - 15.
21. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез, эволюция, биосфера. – М.: Наука, 1989. – С. 144-156.
22. Новоженев Ю. И. Хронографическая изменчивость популяций // Журнал общей биологии. – 1989. – Т. 50, в.2. – С. 171-183.
23. Новоженев Ю. И. Основные итоги изучения полиморфизма у насекомых // Успехи энтомологии на Урале / Ин-т экологии растений и животных УрО РАН; УрГУ. – Екатеринбург. - 1997. - С.148 - 152.
24. Новоженев Ю. И., Береговой В. Е., Хохуткин И. М. Обнаружение границ популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1973. - т. 3. – с. 252 – 260.
25. Новоженев Ю. И., Коробицын Н. М. Аберативная изменчивость в природных популяциях насекомых // Журнал общей биологии. – 1972. – т.32, №3. – с. 315 – 324.
26. Сергиевский С. О. Фенотипическая структура континуальных популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 104 – 111.
27. Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. – М.: Наука. – 1980. – 132 с.
28. Яблоков А. В. (ред.) Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – 294 с.
29. Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 3 – 24.
30. Tower L. W. An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. – Publ. Carnegie Inst. – 1906. – 158 p.
31. Tower L. W. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. – Publ. Carnegie Inst. – Wash. – 1918. – 384 p.

Статья поступила до редакції 02.03.2008 р.; прийнята до друку 29.03.2008 р.